

Licht- und elektronenmikroskopische
Untersuchung der
B U L B Ä R E N R I E S E N Z E L L E N

Ein Beitrag zum Problem des Nervus terminalis

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
vorgelegt beim
Fachbereich Biologie
der Johann Wolfgang Goethe-Universität

Frankfurt am Main 1975

von

Heinz Peter Wedekind
aus Prag

1976

Mit Genehmigung des Fachbereichs Biologie zum Druck gekürzt



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550826_0042

Dekan:

Prof. Dr. F. Pons

1. Gutachter:

Prof. Dr. K. Fiedler

2. Gutachter:

Prof. Dr. D. Starck

Tag der mündlichen Prüfung: 15. 1. 1976

Tag der Promotion: 15. 1. 1976

1. Zusammenfassung. In einer vergleichenden Untersuchung des Gehirnes von 41 Teleosteer-Arten wird der Schluß gezogen, daß die Bulbären Riesenzellen modifizierte Nervus terminalis-Zellen darstellen. Sie liegen in dieser besonderen Form bei Fischen mit einem sessilen Bulbus olfactorius, nicht jedoch bei Fischen mit einem gestielten Bulbus vor. Elektronenmikroskopische Studien bestätigen SCHARRERs Befund starker sekretorischer Aktivität dieser Zellen. Die Vermutung, daß sie ein biogenes Amin produzierten, ließ sich experimentell nicht eindeutig verifizieren. Ein Nachweis von saurer Phosphatase zeigt, daß die in den Zellen häufigen Cyto-somen und ein Teil der granulären Vesikel Lysosomennatur haben. Ablationen apicaler Teile des Bulbus olfactorius rufen retrograde Veränderungen in den Zellen hervor, was auf die Existenz eines rostrad verlaufenden Fortsatzes hinweist. Ferner treten im Neuro-pil der Zellen degenerierte Synapsen auf, als deren Ursprung bestimmte Mitralzellen in Frage kommen.

2. Einleitung. Die Ganglienzellen des Nervus terminalis sollen bei den Actinopterygiern im Verlaufe des Nervus olfactorius liegen (1, 2, 3). SCHARRER (4) beschreibt in seiner Arbeit über vegetative Zentren im Knochenfischgehirn eine sekretorisch aktive Zellgruppe unter dem Namen "Kerngebiet des Nervus terminalis" im Verlaufe des *T r a c t u s* olfactorius. Unter der Bezeichnung "Kaudale Zellgruppe" erwähnt bereits früher HOLMGREN (5) dieses Kerngebiet. Er kann jedoch keinen Zusammenhang zwischen ihm und dem N. terminalis - trotz enger Nachbarschaft - finden. Diese Ansicht vertreten auch NIEUWENHUYIS (6) und ARIENS KAPPERS, HUBER & CROSBY (7) auf Grund eigener Befunde.

In dieser Arbeit wird untersucht, wie verbreitet dieser von SCHARRER charakterisierte Zelltyp bei den verschiedenen Teleosteer-Familien ist. Dabei soll die Möglichkeit einer Verbindung zum N. terminalis auf Grund cytoarchitektonischer Befunde und der Reaktion nach Gehirnläsionen diskutiert werden. Weiterhin wird ihre Ultrastruktur und die Natur ihres Sekretionsprodukts studiert, sowie ein Beitrag zu ihrer Innervation geleistet.

Da weder HOLMGRENs Bezeichnung für diese Zellen den wirklichen Verhältnissen entspricht, wie sich aus Abschnitt 4a ergeben wird, noch die Nomenklatur von SCHARRER gesichert ist, wähle ich den Namen "Bulbäre Riesenzellen"; denn ihre Größe ist ein wichtiges Merkmal.

3. Material und Methoden. Als Versuchstiere dienten 41 Teleosteer-Arten aus 20 Familien (siehe Tabelle). Ein Teil der Gehirnpräparate für die Lichtmikroskopie waren 1-5 μ -Dickschnitte von EM-Kunstharzeinbettungen, die mit einer Methylenblau- bzw. einer Paraphenylen-diamin-Lösung (8) gefärbt wurden. Ein weiterer Teil bestand aus mit Kresylviolett und Luxolblau angefärbten 10 μ -Paraffin-Schnitten (PARAPLAST, Fa. SHERWOOD, USA). Paraffin-Schnitte ganzer Köpfe färbte ich mit AZAN nach HEIDENHAIN (9).

Die Präparation der Gehirne für die Elektronenmikroskopie erfolgte konventionell durch Immersionsfixierung in 5% Glutaraldehyd, Nachfixierung in 2% Osmiumsäure (je in Phosphatpuffer, pH 7,8), Entwässerung in Äthanol, Einbettung in DURCUPAN (FLUKA AG, Schweiz). Die Dünnschnitte wurden am Ultramikrotom OM U2 (Fa. REICHERT, Österreich) und am ULTROTOM (Fa. LKB, Schweden) hergestellt. Sie wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastiert.

Der Mikroskopie diente das EM 9S-2 (Fa. ZEISS, Oberkochen, Württ.). Zur Operation bohrte ich dem betäubten Fisch (Narcoticum: MS 222, Fa. SANDOZ, Schweiz) eine kreisrunde Öffnung von 2 - 4 mm Durchmesser in den Schädel, in die Mitte zwischen den Augen. Der Eingriff erfolgte mit einer feinen, lang ausgezogenen Uhrmacherpinzette. Als Wundverschluß wurde Borsalbe verwendet.

Die Rezepturen zur Darstellung von biogenen Aminen sind beschrieben in: 10, 11, 12 und 13. Die Methode der formolinduzierten Fluoreszenz wird angegeben in: 14, 15, 16, 17, 18 und 19. Für die Fluoreszenzmikroskopie wurde ein Teil der Fische am Abend vor der Präparation der Gehirne mit einer einmaligen Dosis Tranylcypromin (PARNATE, Fa. RÖHM & HAAS, Darmstadt) behandelt: 0,01 mg/g KG intramuskulär oberhalb der Seitenlinie. Mikroskopiert wurde am Fluoreszenzmikroskop STANDARD RA (Fa. ZEISS, Oberkochen, Württ.) mit einer Hg-Lampe HBO 200 W/4. Auf der Erregerseite war die Filterkombination BG 12 und 38 und als Sperre die Filter 65 und 47 eingeschaltet.

Die Vorschrift zum Nachweis der sauren Phosphatase stammt aus 20. Als Inkubationstemperatur galt in meinem Versuch Zimmertemperatur.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. M. UECK auf das Herzlichste danken für seine großzügige Hilfestellung in der Fluoreszenzmikroskopie. Ganz besonders gilt aber mein Dank Herrn Prof. Dr. K. FIEDLER für die Gelegenheit zu dieser Arbeit und für seine reich angebotenen Anregungen.

4. Befunde.

a. Vergleichend lichtmikroskopische Untersuchung

Ich habe die Gehirne von 41 Arten aus 20 Teleosteer-Familien auf das Vorkommen von Bulbären Riesenzellen untersucht und diese miteinander auf lichtmikroskopischem Niveau verglichen. Es ergibt sich dabei folgendes Bild. Diese Zellen fehlen bei allen von mir untersuchten Fischen mit einem gestielten Bulbus olfactorius (Cyprinidae, Bagridae, Mormyridae; siehe Tabelle). Bei den übrigen Familien mit einem sessilen Bulbus treten sie dagegen auf, doch bestehen hier von Art zu Art Unterschiede im Zellbild, im histologischen Arrangement und in ihrer topographischen Verteilung (siehe Tabelle). Es gibt darunter polymorphe Zellen, deren breiter Cytoplasma-Saum eine vielfältige Kontur aufweist. In vielen Präparaten läßt sich in caudaler Richtung, in seltenen Fällen aber auch in rostraler Richtung der breite Ansatz eines Ausläufers erkennen und ein kurzes Stück weit verfolgen. Meist enthält das Cytoplasma viele rundliche Granulen, welche vor allem massiert im kernnahen Bereich vorkommen. Der meist randständige Kern ist oft stark eingebuchtet, gelappt und teilweise segmentiert. Sein Inhalt erscheint hell und frei von Heterochromatin-Schollen. Es kommen meist mehrere Nucleoli vor. (Derartige Zellen sind in der Tabelle mit einem ausgefüllten Kreis gekennzeichnet).

Bei manchen Arten sind die Bulbären Riesenzellen oval, oft ungranuliert und haben einen bläschenförmigen Kern. (Diese Zellen sind mit einem leeren Kreis gekennzeichnet).

Allen diesen Zellen ist gemein, daß ihr Perikaryon mehr als doppelt so groß als alle übrigen Neurone des Bulbus und des Telencephalon ist. Bei manchen Arten treten die Bulbären Riesenzellen dicht zusammengeballt mit einigen dislozierten Einzelzellen auf, bei anderen sind sie dagegen verstreut und voneinander isoliert. Das

- Gasterosteiformes -

Gasterosteidae:

Gasterosteus aculeatus



Syngnathidae:

Hippocampus guttulatus
Syngnathus typhle



- Perciformes -

Anabantoidei

Belontiidae:

Betta splendens
Colisa labiosa
C. lalia
Trichogaster leerii
T. microlepis
T. trichopterus



Helostomatidae:

Helostoma temminckii



Blennioidei

Blenniidae:

Blennius pavo
B. sanguinolentus
B. tentacularis



Tripterygiidae:

Tripterygion tripteronotus



Gobioidaei

Gobiidae:

Gobius cruentatus
G. lesueurii



Labroidaei

Labridae:

Crenilabrus cinereus
C. ocellatus
C. quinquemaculatus
C. tinca



Percoidaei

Centrarchidae:

Lepomis gibbosus

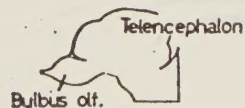


Cichlidae:

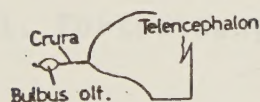
Aequidens pulcher
Pseudotropheus auratus
Tilapia mossambica



Tabelle 1: Verteilung der Bulbären Riesenzenellen im Bulbus innerhalb der besprochenen Teleosteer-Familien.
(Fortsetzung nächste Seite)



Vorderhirn mit sessilem Bulbus;
schematisierter Sagittalschnitt
durch eine Hemisphäre.



Vorderhirn mit gestieltem Bulbus;
schematisierter Sagittalschnitt
durch eine Hemisphäre.

- Zellen mit meist granuliertem Cytoplasma und segmentiertem Kern; Zellen von polymorpher Gestalt.
- o Zellen oval bis spindelförmig, Cytoplasma ohne oder mit geringen körnigen Einschlüssen, Kerne rund bis oval.

<u>Serranidae:</u>	
Serranus hepatus	
<u>Sparidae:</u>	
Boops salpa	
Diplodus anularis	
Puntazzo puntazzo	
- Scorpaeniformes -	
Scorpaenoidae	
<u>Scorpaenidae:</u>	
Scorpaena porcus	
S. scrofa	
(ATHERINOMORPHA):	
- Atheriniformes -	
<u>Atherinidae:</u>	
Atherina hepsetus	
Melanotaenia macculochi	
- Cyprinodontiformes -	
<u>Poeciliidae:</u>	
Gambusia affinis	
- Exocoetiformes -	
<u>Belonidae:</u>	
Belone belone	
(LEPTOLEPIDOMORPHA):	
- Characiformes -	
<u>Characidae:</u>	
Astyanax hubbsi	
- Cypriniformes -	
<u>Cyprinidae:</u>	
Carassius auratus	
Cyprinus carpio	
Puntius tetrazona	
Rutilus spec.	
- Siluriformes -	
<u>Bagridae:</u>	
Mystus vittatus	
(OSTEOGLOSSOMORPHA):	
<u>Mormyridae:</u>	
Marcusenius spec.	

Tabelle 1. Fortsetzung.

Vorkommen dieser Zellen beschränkt sich bei den von mir untersuchten Arten auf den Bulbus. und zwar vom vordersten Pol, der Eintrittsstelle des Riechnerven, über die gesamte Bulbuslänge hinweg bis zum Hinterende, der Übergangsstelle Bulbus-Vorderhirn.

Trotz ihrer unterschiedlichen Verteilung in der rostro-caudalen Bulbusachse ist für die Riesenzellen charakteristisch, daß sie stets im basalen Raum des Bulbus, meist direkt über der Hirnhaut und stets nahe dem medianen Rand auftreten.

Im Riechnerven selbst sind die Bulbären Riesenzellen nicht gefunden worden (daraufhin untersuchte Arten: *Betta splendens*, *Tilapia mossambica*). Dort kommen bei den untersuchten Arten auch keine anderen Neuron-Perikarya vor, somit auch keine Ganglienzellen des N. terminalis. Diese habe ich jedoch bei allen daraufhin untersuchten Fischen mit einem gestielten Bulbus im Riechnerven gefunden (*Carassius auratus*, *Puntius tetrazona*, *Mystus vittatus*).

b. Elektronenmikroskopische Darstellung des Kerngebiets

Es wurden hierfür nur Labyrinthfische verwendet. Der Zellkern der Riesenzellen ist sehr groß, stark zerklüftet und frei von jeglichem Heterochromatin. Er besitzt viele Nucleoli. Im kernnahen Bereich liegen zahlreiche GOLGI-Stapel, welche Vesikel mit mehr oder minder kontrastreichen Inhalt abschnüren. Der Raum um diese Membranstapel ist mit dense-core Vesikeln von einem Durchmesser von 70 - 100 nm angefüllt. Daneben finden sich große, runde, osmiumgeschwärzte Körper von einem Durchmesser bis zu 2000 nm. Sie sind von einer Membran umgeben. Ihr Inneres enthält körniges oder fädiges Material. Man kann darunter vesikuläre und tubuläre Elemente, in seltenen Fällen auch Mitochondrien erkennen. Diese sog. Cytosomen dürften die Granula der lichtmikroskopischen Präparate sein. Mitochondrien treten im kernnahen Bereich in großer Zahl auf. Den Zellkern und das GOLGI-Areal umgibt eine breite Zone des granulierten Endoplasmatischen Reticulums. Dieses besteht aus zahlreichen, dicht gestapelten Zisternen, die eng mit Ribosomen besetzt sind. Der interzisternale Raum ist mit Mitochondrien, dense-core Vesikeln und rosettenförmigen Polysomen erfüllt. Neurofibrillenwirbel, wie sie bei *Tinca tinca*, *Leuciscus cephalus* und *Epiplatys guaza* in den N. terminalis-Zellen beschrieben werden (21, 22) treten in den von mir untersuchten Neuronen nicht auf.

Tief in die Perikaryen dringen von mehreren Zell-Lagen vielschichtig umhüllte Fortsätze ein. Solche Invaginationen enthalten Fibrillen, Vesikel und ER-Zisternen, bisweilen erscheinen sie auch optisch leer. Die Bulbären Riesenzellen selbst treiben in die Nachbarzellen zapfenförmige Ausläufer vor. Weiterhin stülpen sich bis in den kernnahen Bereich marklose Axone in die Zellen ein und bilden dort im Inneren Synapsen. Intrazelluläre Kapillaren, wie sie SCHARRER (4) beschreibt, sind in meinem Untersuchungsgut nicht zu finden. Der extrazelluläre Raum zwischen den großen Zellen ist von sehr feinen Ausläufern glialer und neuronaler Herkunft ausgefüllt. In diesem Neuropil dominiert ein auffälliger Synapsentyp. Seine synaptische Endigung ist bis zu 3000 nm weit. Die in ihm enthaltenen runden bis länglichen Vesikel sind klein und haben einen Durchmesser von 20 - 30 nm. Daneben liegen einige granulierte Vesikel von 50 - 70 nm Weite vor. Diese Endigungen sind auf ungewöhnliche Weise mit Glycogen-Granula angefüllt. Neben diesem Typ finden sich kleinere Boutons, deren runde synaptische Vesikel den Durchmesser von 30 - 40 nm aufweisen. Synapsen, die markhaltige Axone im Bereich der Riesenzellen bilden, entsprechen dem letztgenannten Typ. Am caudalen Ende des Kerngebiets verlaufen breite marklose Fortsätze jener Zellen. Diese enthalten in großer Zahl granuläre Vesikel, die denen, welche im GOLGI-Bereich des Perikaryons auftreten, gleichen.

c. Histochemische Untersuchung

I. Versuch der Darstellung von biogenen Aminen

Die dense-core Vesikel im GOLGI-Areal und in den Ausläufern der Bulbären Riesenzellen ähneln denjenigen Partikeln, die in anderen Bereichen des zentralen und peripheren Nervensystems, sowie chromaffinen Gewebes als Speicherorganellen für Katechol- bzw. Indolamine identifiziert worden sind (23, 24, 25, 26 und 27).

Ich habe daher einen Test auf diese Substanzen durchgeführt. Er basiert auf der Anwendung von oxidierenden Schwermetallsalzen, die offenbar spezifischer als die für die konventionelle EM-Fixierung verwendete Osmiumsäure mit den Aminen einen elektronendichten Niederschlag bilden.

Der Versuch ist nicht eindeutig ausgefallen. Sowohl das mit der Reagenzlösung behandelte als auch das allein mit Glutaraldehyd fixierte Gewebe zeigt in den dense-core Vesikeln einen dichten Kern. Niederschläge finden sich in geringem Ausmaß auch im GOLGI-Apparat. Die übrigen Zellorganellen reagieren nicht auf diese Weise.

Als zweite Methode habe ich die Formol-induzierte Fluoreszenz (FALCK-HILLARP-Methode) angewendet. Nach einer hohen Dosis eines Monoamin-Oxidase-Hemmers (PARNATE) läßt sich zwar in verschiedenen Regionen des Bulbus und des Vorderhirns induzierte Fluoreszenz feststellen (variköse, grünlich fluoreszierende Fasern), nicht jedoch in den Bulbären Riesenzellen.

II. Nachweis der sauren Phosphatase-Aktivität

Viele der großen osmiphilen Cytosomen enthalten Organellen-Reste. Um den Lysosomencharakter dieser Partikel zu sichern, habe ich einen Nachweis auf saure Phosphatase durchgeführt. Dieses Enzym gilt als ein "Leitenzym" für Lysosomen. Als Ergebnis zeigen sich Niederschläge von Bleiphosphat in den Cytosomen, im Inneren einiger dense-core Vesikeln und GOLGI-Zisternen. Negativ reagieren alle übrigen Zellorganellen.

d. Läsionen am Gehirn

Wenn die Bulbären Riesenzellen die Somata des N. terminalis sind, wie es SCHARROW (4) glaubt, sollten sie einen in den Riechnerven ziehenden Fortsatz besitzen. In einigen lichtmikroskopischen Präparaten läßt sich der Beginn eines rostral ziehenden Ausläufers aufzeigen.

Ich habe die Existenz eines solchen Fortsatzes zu sichern versucht, indem ich die Eintrittsstelle des Riechnerven, somit auch des N. terminalis operativ entfernt habe. Bei einer Axotomie sollten daraufhin in den entfernt am caudalen Bulbusende liegenden Perikaryen Anzeichen retrograder Veränderungen auftreten.

Bei diesem Eingriff, den ich ein- oder beidseitig durchgeführt habe, werden in unterschiedlichem Ausmaß Mitralzellen abgetragen. Falls eine nervöse Verschaltung mit jenen sekundären Riechneuronen vorliegt, müßten zudem terminale Degenerationen eintreten.

Ein hervorzuhebendes Ergebnis dieser Untersuchung ist, daß die Bulbären Riesenzellen nach dem Eingriff sowohl im Lichtmikroskop als auch im EM Merkmale aufweisen, die vom Normalbild stark abweichen. In der lichtmikroskopischen Präparateserie zeigt sich eine deutliche Verminderung der Zellenzahl und zudem weisen einzelne der verbliebenen Zellen Schrumpfungerscheinungen auf. Derartige dunkle, im Volumen verkleinerte Zellen lassen sich im EM unterteilen in solche, bei denen das Verdunkeln des Cytoplasmas mit Erweiterungen der umgebenden glialen Ausläufer einhergeht und in solche, bei denen die Dichte des Cytoplasmas auf eine Zunahme von

tubulären Elementen, Aufblähungen der GOLGI- und ER-Zisternen beruht. Bei anderen Zellen läßt sich im EM ab dem 2. Tag p.O. eine Fragmentierung des ER feststellen. Ein vereinzelt auftretendes Phänomen ist, daß ER-freie Räume entstehen, die entweder durch Tubuli, GOLGI-Stapeln und Mitochondrien oder allein durch feines, fädiges Material angefüllt sind. Solche tigrolytischen Areale lassen sich auch noch nach 14. Tagen p.O. erkennen.

In einigen Fällen tritt eine Akkumulation von granulierten Vesikeln in tigrolytischen Randzonen und in HERRING-Körper-artig aufgetriebenen Fortsätzen auf.

Hinsichtlich der Frage einer nervösen Verschaltung kam ich zu folgendem Ergebnis. Es treten - allerdings nicht in allen Präparaten - in unterschiedlichem Ausmaß im Neuropil der Riesenzellen degenerierte Boutons auf. Diese entstammen zum Teil zerfallenden myelinisierten Neuriten. Weitere Befunde sind: es lassen sich 2 Tage p.O. lichtmikroskopisch keine Reste der Endaufzweigungen des Riechnerven in den Glomerula mehr nachweisen. Zu diesem Zeitpunkt befinden sich nur wenige Körnchenzellen in dieser Region als ein Zeichen phagocytotischer Aktivität. Ein konstantes Ergebnis ist der mehr oder weniger starke Zerfall der wohl aufsteigenden Komponente des Tr. olfactorius medialis.

Ab dem 11. Tag p.O. macht der Bulbus auch bei ausbleibender Reinnervation durch den Olfactorius einen restaurierten Eindruck. Das Gewebe ist an der rostralen Wundstelle durch eine neue, dicke Hirnhautlage abgeschlossen. Noch nach 43 Tagen p.O. lassen sich - wenigstens im Lichtmikroskop - an solchen Gehirnen keinerlei Veränderungen feststellen. In einem Fall aber ist der Bulbus starken Abbauprozessen unterlegen. Diesem Gehirn ist ein neuer Riechnerv an falscher Stelle (in den dorsalen Vorderpol des Telencephalon) eingewachsen. Aus anderen Präparaten ergibt sich, daß nach 24 Tagen p.O. Olfactorius-Fasern regulär in den Bulbus eingewachsen sind, ohne daß es zu den üblichen Glomerulum-Bildungen gekommen ist. Bei Gehirnen mit einer Überlebenszeit von 63 Tagen zeigen sich dagegen wieder typische Glomerula.

Reaktionen an Kapillaren nach Axotomie werden in der Literatur beschrieben (28, 29). Im Gegensatz zu diesen Veröffentlichungen treten Kapillarwand-Verdickungen nicht ausschließlich in dem unmittelbar betroffenen Areal auf, sondern auch im nichtbehandelten contralateralen Bulbus und tiefer im Vorderhirn. Die EM-Bilder zeigen Endothelzellen, die in dichter Packung weit in das Kapillarlumen hineinragen. In einigen Fällen kommt es dadurch zum Gefäßverschluß. Diese Endothelzellen-Proliferation wird ab dem 2. Tag p.O. beobachtet, hat seinen Höhepunkt am 12. Tag p.O.. Nach 24 Tagen sind die Lumina wieder offen.

5. Diskussion. Die Bulbären Riesenzellen kommen in den unterschiedlichsten Teleosteer-Familien vor. Sie fehlen aber bei den Formen, die einen gestielten Bulbus besitzen. Eine Untersuchung des Nervus olfactorius von sowohl Fischen mit sitzendem Bulbus als auch solchen mit einem gestielten Bulbus hat ergeben, daß bei der 1. Gruppe im Verlaufe des Olfactorius die Perikaryen des N. terminalis fehlen, daß sie dagegen in der letztgenannten Gruppe in typischer Weise vorkommen. Dieser Befund legt die Vermutung nahe, daß die Bulbären Riesenzellen modifizierte Terminalis-Zellen sind, die, weshalb auch immer, bei bestimmten Teleosteern in das Gehirn ein-

gewandert sind. Dafür spricht, daß sie in der rostro-caudalen Erstreckung des Bulbus in basaler, ventrikelnaher Lage (also entlang dem aus der Literatur bekannten Verlaufe des N. terminalis; 2, 3, 5 und 30) anzutreffen sind und nicht anderswo. Ferner lassen sich neben den auffälligen nach caudal ziehenden Ausläufern in selteneren Fällen rostrad ziehende Fortsätze darstellen (dies im Gegensatz zu HOLMGREN, 5). Schließlich wird die Existenz eines rostrad abgehenden Fortsatzes durch den Befund einer retrograden Reaktion jener Zellen nach Abtrennung des vorderen Bulbusabschnitts bestätigt. Vor allem die Veränderungen im Syntheseapparat, Chromatolyse und das Vermehrte Auftreten von Neurotubuli ist nach den Untersuchungen anderer Autoren (28, 31, 32 und 33) eine Folge von Axotomie.

Einige Angaben aus der Literatur sprechen für meine Hypothese. Die Existenz eines N. terminalis wurde innerhalb der Überordnung Teleostei zuerst an Vertretern mit einem gestielten Bulbus festgestellt (Wels, Karpfen; siehe Einleitung). Autoren, die ihn bei Teleosteern mit einem sessilen Bulbus suchten, konnten ihn entweder nicht finden (zB. ALLIS 1897, aus 2) oder befaßten sich ausschließlich mit seinem zentralen Verlauf und ließen die Frage nach einem Ganglion außer Betracht (5, 30). Dies wird verständlich, wenn man davon ausgeht, daß bei diesen Formen die Terminalis-Zellen als Bulbäre Riesenzellen im Gehirn liegen; man wird nämlich im Olfactorius kaum einen distinkten N. terminalis erkennen, wenn man dort nicht die Ganglienzellen auffindet.

Die elektronenmikroskopische Darstellung des Kerngebiets bestätigt SCHARRERS (4) Befund einer sekretorischen Leistung dieser Zellen. Als Zeichen hoher Syntheseaktivität gilt das Fehlen von Heterochromatin im Karyoplasma des auffällig gelappten Zellkerns. Die großen zahlreichen Nucleoli, die GOLGI-Stapel, die vielen freien Ribosomen und der umfangreiche Ergastoplasma-Saum sind Bestandteile eines gut ausgebildeten Syntheseapparats. Als Speicher- und Transportform für sein Produkt dürften die dense-core Vesikel dienen. Der Nachweis, daß sie Katechol- oder Indolamin enthalten, ist nicht eindeutig ausgefallen, diese Frage muß weiterhin offen bleiben. Es ist dagegen ein Nachweis der sauren Phosphatase gelungen, welcher zeigt, daß ein Teil der dense-core Vesikel und Cytosomen dieses Enzym enthalten und somit als primäre bzw. sekundäre Lysosomen somen anzusehen sind (34, 35). Es ist nicht neu, daß derartige Organellen reichlich in sekretorisch aktiven Neuronen vorkommen (35, 36). Über deren Funktion gehen die Ansichten auseinander. Zum einen denkt man an Regulation durch Granulophagie bei einer Sekretüberproduktion, zum anderen aber auch an Steuerung der Zyklen solcher Neurone, wohl durch Abbau der Syntheseorganellen am Ende einer aktiven Phase.

Bei der operativen Entfernung der Bulbuspitze treten in unterschiedlichem Ausmaß degenerierte Synapsen im Neuropil der Bulbären Riesenzellen auf. Da sie teilweise mit myelinisierten Neuriten in Verbindung gebracht werden können, halte ich sie für Endstrukturen der myelinhaltigen sekundären Riechneuronen (Mitralzellen). Die Häufigkeit des Auftretens solcher degenerierter Synapsen entspricht nicht dem Umfang des jeweiligen Eingriffs. Ich vermute daher, daß diese betreffenden Mitralzellen in medialer und ventraler Position des Bulbus liegen; denn dieser Bereich ist selten und meist nur teilweise von der Sektion erfaßt worden.

Das Auftreten von degenerierten Boutons zeigt, daß die Bulbären Riesenzellen nicht nur über einen eigenen Fortsatz zur Peripherie verfügen, sondern daß sie zudem durch Verknüpfung mit den Mitralzellen eine bereits verarbeitete olfaktorische Information erhalten.

6. Literatur. 1. BROOKOVER, C., J. comp. Neurol., 20, 49 (1910). -
2. BROOKOVER, C. & JACKSON, T.S., J. comp. Neurol., 21, 237 (1912). -
3. SHELDON, R.E., J. comp. Neurol., 22, 177 (1912). -
4. SCHARRER, E., Z. Anat. Entwicklungsgesch., 106, 169 (1936). -
5. HOLMGREN, N., Acta Zool., 1920, 141 (1920). -
6. NIEUWENHUYIS, R., Kon. Akad. Wetensch. (Amsterdam), Proc. ser. C., 62, 341 (1959). -
7. ARIENS KAPPERS, C.U., HUBER, G.C. & CROSBY, E.C., The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man, Vol. III. Hafner Publ. Comp., Inc. New York 1965. -
8. HOLLÄNDER, H. & VAALAND, J.L., Brain Res., 10, 120 (1968). -
9. ROMEIS, B., Mikroskopische Technik, R. Oldenbourg Vlg., München, Wien (1968). -
10. WOOD, J.G. & BARNETT, R.J., J. Histochem. Cytochem., 12, 197 (1963). -
11. ARNOLD, M. & HAGER, G., Histochemie, 14, 72 (1968). -
12. TRAMEZZANI, J.H., CHIOCCIO, S. & WASSERMANN, G.F., J. Histochem. Cytochem., 12, 890 (1964). -
13. CANNATA, M.A., CHIOCCIO, S. & TRAMEZZANI, J.H., Histochemie, 12, 253 (1968). -
14. FALCK, B., HILLARP, N.-A., THIEME, G. & TORP, A., J. Histochem. Cytochem., 10, 348 (1962). -
15. FALCK, B., Acta Physiol. Scand., 56, Suppl. 197, 1 (1962). -
16. CORRODI, H. & JONSSON, G., J. Histochem. Cytochem., 15, 65 (1967)
17. FUXE, K. & JONSSON, G., J. Histochem. Cytochem., 21, 293 (1973).
18. JONSSON, G., Progr. Histochem. Cytochem., 2, 299 (1971). -
19. FUXE, K., HÖKFELT, T., JONSSON, G. & UNGERSTEDT, U., Fluorescence Microscopy in Neuroanatomy. In: Contemporary Research Methods in Neuroanatomy. Eds. Nauta, W.J.H. & Ebbersen, S.O.E., Springer Vlg. Berlin, Heidelberg, New York 1970.
20. KREUTZBERG & HAGER, aus: TOTOVIC, V., Methoden für den elektronenmikroskopisch-cytochemischen Enzymnachweis. In: Methodensammlung der Elektronenmikroskopie. Wissenschaftl. Verlagsges. m.b.H., Stuttgart. 1966. -
21. ROSSI, A. & PALOMBI, F., Z. Zellforsch., 93, 395 (1969). -
22. BERTOLINI, B., MONACO, G. & ROSSI, A., J. Ultrastruct. Res., 33, 173 (1970). -
23. SJÖSTRAND, F.S. & WETZSTEIN, R., Experientia, 12, 196 (1956). -
24. DE ROBERTIS, E. & PELLEGRINO DE IRALDI, A., J. Biophys. Biochem. Cytol., 10, 361 (1961). -
25. DE ROBERTIS, E., Ultrastructure and Function in Some Neurosecretory Systems. In: Neurosecretion, Proc. III. Int. Symp. Neurosecretion, Bristol 1961, Academic Press, London and New York. -
26. PELLEGRINO DE IRALDI, A., DUGGAN, H.F. & DE ROBERTIS, E., Anat. Rec., 145, 521 (1963). -
27. BARGMANN, W., LINDNER, E. & ANDRES, K.H., Z. Zellforsch., 77, 282 (1967). -
28. HAGER, H., Die feinere Cytologie und Cytopathologie des Nervensystems. Veröff. Morph. Path., Heft 67, 212 S., G. Fischer-Vlg. Stuttgart 1964. -
29. DAVIDOFF, M., Z. Zellforsch., 141, 427 (1973). -
30. HOLMGREN, N., Folia Neurobiologica, Bd. XI, 16 (1918). -
31. CRAGG, B.G., Brain Res., 23, 1 (1970). -
32. ANDRES, K.H., Z. Zellforsch., 55, 49 (1961). -
33. BARRON, K.D., MEANS, E.D. & LARSEN, E., J. Neuropath. exp. Neurol., 32, 218 (1973). -
34. BARGMANN, W. & LINDNER, E., Z. Zellforsch., 64, 868 (1964). -
35. PICARD, D. MICHEL-BECHET, M., ATHOUËL, A.M. & RUA, S., Exp. Brain Res., 14, 331 (1972). -
36. PILGRIM, CH., Functions of Lysosomes in Neurosecretory Cells. In: Aspects of Neuroendocrinology, V. Int. Symp. on Neurosecretion, Kiel 1969. Springer-Vlg. Berlin, Heidelberg, New York.

Lebenslauf

13. 7. 1943 Geboren in Prag als Sohn des Landgerichtsrats Heinrich Werner Wedekind, gefallen 1943 in Rußland, und seiner Ehefrau Liselotte Wedekind, geb. Hahn.

1950-64 Besuch der Grundschule und des humanistischen Gymnasiums in Frankfurt a.M.

Febr. 1964 Abitur

1964-69 Studium der Biologie und Chemie a.d. Joh. Wolfg. Goethe-Universität in Frankfurt a.M.
Im WS 1964/65 Studium der Veterinärmedizin a.d. Justus Liebig-Universität in Gießen.

Nov. 1969 Staatsexamen f.d. Höhere Lehramt in den Fächern Biologie und Chemie.

Febr. 1970 Eintritt i.d. Vorbereitungsdienst f.d. Lehramt an Gymnasien. Davon Beurlaubung im Sept. 1970 und im Sept. Beendigung dieser Ausbildung.

Okt. 1971 Einstellung als wissenschaftl. Mitarbeiter im Fachbereich Biologie der J.W.Goethe-Universität.

Mai 1974 Heirat der Buchhändlerin Ingeborg Fladerer.

Jan. 1976 Promotion

Meine akademischen Lehrer

Botanik: Prof. Dr. von Denffer, Prof. Dr. Egle,
Prof. Dr. Halbsguth, Prof. Dr. Kohlenbach,
Prof. Dr. Kranz, Prof. Dr. Lötschert,
Prof. Dr. Ried, Prof. Dr. Rosenstock.

Biochemie: Prof. Dr. Pfeleiderer, Prof. Dr. Fasold.

Chemie: Dr. Doiwa, Prof. Dr. Ried, Prof. Dr. Rosenmund,
Prof. Dr. Royen, Prof. Dr. Wieland.

Geographie: Dr. Lehmann, Prof. Dr. Krenzlin.

Mathematik: Dr. Föllinger.

Mikrobiologie: Prof. Dr. Kaplan.

Pädagogik: Prof. Dr. Monsheimer, Dr. Rülcher,
Prof. Dr. Scheuerl.

Philosophie: Prof. Dr. Cramer, Prof. Dr. Liebrucks,
Prof. Dr. Schaaf.

Physik: Prof. Dr. Czerny, Prof. Dr. Dänzer,
Prof. Dr. Martienssen, Prof. Dr. Müser.

Veterinärmedizin: Prof. Dr. Schummer.

Zoologie: Prof. Dr. Ankel, Prof. Dr. Boekh,
Prof. Dr. Burckhardt, Prof. Dr. Fiedler,
Prof. Dr. Hanke, Prof. Dr. Jander,
Prof. Dr. Kraus, Prof. Dr. Kuhl,
Prof. Dr. Lindauer, Prof. Dr. Merkel,
Prof. Dr. Rietschel, Prof. Dr. Starck.

1934-35

1935-36

1936-37

1937-38

1938-39

1939-40

1940-41

1941-42

1942-43

1943-44

1944-45

1945-46

1946-47

1947-48

1948-49

1949-50

1950-51

1951-52

1952-53

1953-54

1954-55

1955-56

1956-57

1957-58

1958-59

1959-60

1960-61

1961-62

1962-63